УДК 581.1 DOI:10.25695/AGRPH.2020.04.03

ВЛИЯНИЕ НАНОЧАСТИЦ ОКСИДА ТРЕХВАЛЕНТНОГО ЖЕЛЕЗА НА АКТИВНОСТЬ АСКОРБАТПЕРОКСИДАЗЫ В ПРОРОСТКАХ ПШЕНИЦЫ ТВЕРДЫХ И МЯГКИХ СОРТОВ

Г. Г. Мамедли

Бакинский государственный университет
AZ1148, Азербайджан, Баку, ул. акад. З. Халилова, 23
E-mail: mamedligunel92@gmail.com

Поступила в редакцию 17 августа 2020 г, принята к печати 25 ноября 2020 г.

При стрессовых воздействиях содержание активных форм кислорода (АФК) в растительных клетках увеличивается, следовательно, повышается интенсивность свободнорадикальных окислительных процессов. В ответ на увеличение содержания АФК происходит активация компонентов антиоксидантной системы (АОС) защиты растений. В связи с этим в статье рассмотрено изменение активности аскорбатпероксидазы (АПО) как одного из высокомолекулярных компонентов АОС защиты растений в двухнедельных проростках пшеницы твердых и мягких сортов под действием наночастиц (НЧ) оксида трехвалентного железа. В проростках пшеницы твердых сортов под действием НЧ происходило либо незначительное или резкое повышение активности фермента (Гырмызы бугда и Гарагылчыг-2 соответственно), либо снижение (Ягут), либо изменений в активности АПО практически не наблюдалось (Гарабаг). В случае с мягкими сортами пшеницы под воздействием НЧ произошло повышение активности фермента в проростках сортов Дагдаш и Гобустан, тогда как в проростках сортов Шеки-1 и Мирбашир-128 наблюдалось снижение активности АПО. Полученные результаты могут служить основанием для отбора сортов пшеницы с целью создания более устойчивых к абиотическим стрессорам сортов.

Ключевые слова: антиоксиданты, аскорбатпероксидаза, наночастицы оксида трехвалентного железа, твердые и мягкие сорта пшеницы.

EFFECT OF TRIVALENT IRON OXIDE NANOPARTICLES ON THE ACTIVITY OF ASCORBATE PEROXIDASE IN DURUM AND SOFT WHEAT SEEDLINGS

G. H. Mammadli

Baku State University
23, Academician Z. Khalilov St., Baku, Azerbaijan, AZ1148
E-mail: mamedligunel92@gmail.com

The content of reactive oxygen species (ROS) in plant cells increases under stressful influences, therefore, the intensity of free radical oxidative processes should also increase. In response to an increase of ROS content, as a rule, the components of the plant antioxidant protection system (APS) are activated. In this regard, the paper considers the changes in the activity of ascorbate peroxidase, as one of the high molecular weight components of the plant antioxidant protection system, under the influence of trivalent iron oxide nanoparticles (NP) using two-week old seedlings of durum and soft wheat varieties. In the seedlings of the durum wheat under the influence of iron oxide NPs, slight (Gyrmyzy bugda) or sharp (Garagylchyg-2) increases, as well as decrease (Yagut), or no changes (Garabag) in the ascorbate peroxidase activity were observed. In the case of soft wheat varieties, under the influence of iron oxide NPs, an increase in the enzyme activity was observed in seedlings of Dagdash and Gobustan varieties, while a decrease in the ascorbate peroxidase activity occurred in seedlings of Sheki-1 and Mirbashir-128 varieties. The obtained results can serve as a basis for the selection of wheat varieties in order to create varieties more resistant to abiotic stressors.

Key words: antioxidants, ascorbate peroxidase, iron oxide nanoparticles, duru and soft wheat varieties.

ВВЕДЕНИЕ

В течение жизни растения постоянно или периодически подвергаются воздействию неблагоприятных факторов окружающей среды, что приводит к усилению генерации активных форм кислорода (АФК), содержание которых в клетках растений контролируется антиоксидантной системой (АОС) защиты (Креславский и др., 2012). АОС – многокомпонентная многоуровневая саморегулирующаяся система, представленная в клетках растений высокомолекулярными ферментами и рядом низкомолекулярных компонентов. Для обеспечения наиболее эффективной защиты все элементы системы находятся в постоянном взаимодействии. Поддержание их баланса важно для сохранения жизнеспособности растений в стрессовых условиях (Колупаев и др., 2011).

Одним из антиоксидантных ферментов растительной клетки является аскорбатпероксидаза (АПО; КФ 1.11.1.11) – гемсодержащий фермент, локализованный главным образом в хлоропластах и обладающий высоким сродством к пероксиду водорода, который он восстанавливает до воды, используя при

этом в качестве доноров электронов аскорбиновую кислоту, регулируя тем самым скорость окисления последней в клетке (Прадедова и др., 2017).

Изучение проблемы устойчивости растений к неблагоприятным факторам окружающей среды является одной из центральных задач современной биологии. С другой стороны, из-за повышения темпов потребления сельскохозяйственной продукции для обеспечения продовольственной безопасности населения аграрное производство нуждается в постоянной интеграции достижений науки в агротехнологический процесс (Куцкир, 2014). В связи с этим в последние годы возрос интерес к исследованию влияния на биологические системы наночастиц (НЧ) различных металлов, поступающих в окружающую среду как в результате естественных природных процессов, так и антропогенной деятельности (Siddiqui et al., 2015).

Так, загрязнение окружающей среды большими количествами НЧ неорганических материалов оказывает негативное влияние на физиолого-биохимические характеристики клеток живых организмов. Например, одним из наиболее часто упоминаемых исследователями токсических эффектов, оказываемых наночастицами, является генерация АФК в клетках, приводящая к оксидативному стрессу (Anjum et al., 2015). Высокая реакционная способность АФК и свободных радикалов приводит к ускорению реакций окисления, дезинтегрирующих молекулярную основу клетки, что, в свою очередь, вызывает повреждения клеточных структур. При использовании наночастиц в низких концентрациях, наоборот, наблюдается положительный эффект от их воздействия на биологические объекты. Таким образом, результаты воздействия НЧ на живые организмы зависят от их концентраций (Chichiricco, Poma, 2015).

К настоящему времени получены данные об изменении состояния антиоксидантной системы ряда сельскохозяйственных культур под влиянием различных абиотических стресс-факторов (Bhagat et al., 2015). В последние годы установлено, что окислительный стресс могут вызвать наночастицы на основе железа, меди и никеля, которые входят в пятерку наиболее используемых на промышленных предприятиях во всём мире (Buzea et al., 2007). Предполагается, что интенсивность развития биологических эффектов от воздействия высокодисперсных металлов и их оксидных форм является различной и во многом зависит от наличия в составе металлов переменной валентности. Последние способны высвобождать токсичные ионы из своего коллоидного матрикса и стимулировать выработку активных форм кислорода (Mirshra et al., 2014).

В целом исследованию влияния нанометаллов на растительные организмы посвящены многочисленные экспериментальные и обзорные статьи (Sharma et al., 2012). Однако до настоящего времени не проводилось исследований, направленных на изучение влияния различных концентраций оксидов НЧ трехвалентного железа на функционирование компонентов АОС в проростках пшеницы. Поэтому целью настоящей работы являлось изучение влияния НЧ оксида трехвалентного железа на активность аскорбатпероксидазы в двухнедельных проростках пшеницы твердых и мягких сортов для оценки их толерантности к воздействию наночастиц.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Объектами исследования служили четыре твердых сорта (Triticum durum. Desf.) (Гарабаг, Ягут, Гырмызы бугда и Гарагылчыг-2) и четыре мягких сорта (*Triticum aestivum* L.) (Гобустан, Дагдаш, Мирбашир-128 и Шеки-1) пшеницы, предоставленные Научно-исследовательским институтом земледелия при Министерстве сельского хозяйства Азербайджана. Перед посевом проводилась дезинфекция семян 0,01% раствором $KMnO_4$ в течение пяти минут. После трехкратного промывания дистиллированной водой семена помещались в горшки с почвой и проращивались в течении 14-ти дней при 12-часовом освещении, температуре 24±1°С и влажности 80±5% в климатической камере (Taisite GZX-300E, Китай), при этом высыхания проростков не допускалось. Растения были разделены на три группы:

1. Контрольная серия (без обработки почвы НЧ железа).
2. 1-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 50 мг на 1 кг).
3. 2-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 100 мг на 1 кг).

Обработка почвы НЧ железа размером 20 на 40 нм (Skyspring Nanomaterials Inc, США) проводилась однократно с учетом их предельно допустимой концентрации (ПДК): вносимое количество превышало ПДК в 2–4 раза соответственно. Каждая серия включала по 30 семян исследуемых сортов пшеницы.

Активность аскорбатпероксидазы (АПО, КФ 1.11.1.11) определялась по методике (Nakano et al., 1981) с некоторыми модификациями. Метод основан на определении скорости разложения перекиси водорода аскорбатпероксидазой исследуемого образца, приводящего к образованию воды и дегидроаскорбата. Оптическая плотность регистрировалась на спектрофотометре (MRC, model UV-200-RS, Израиль) при 265 нм. Для этого навеска растительного материала (1 г) гомогенизировалась в охлажденной ступке с 10 мл 0,06 М фосфатного буфера (pH 7,6) при добавлении 0,3 г поливинилпирролидона. Растёртая масса переносилась в мерную колбу объемом 50 мл, доводилась до метки тем же буфером, хорошо перемешивалась и оставлялась на 15 мин. Полученный гомогенат центрифугировался при 8000g в течение 10 мин. при 4°С. Супернатант использовался для определения активности фермента.

Реакционную смесь составляли 50 мкл 0,1 мМ ЭДТА (Biochemica), 50 мкл 0,05 мМ аскорбиновой кислоты (Sigma-Ultra), 50 мкл 0,1 мМ пероксида водорода, 2,25 мл фосфатного буфера и 300 мкл растительного экстракта, полученного после центрифугирования гомогената. Активность выражалась в нмолях на грамм сырой массы за единицу времени [нмоль $г^{-1}$ $мин^{-1}$]. Расчет активности аскорбатпероксидазы осуществлялся на основе коэффициента молярной экстинкции ($E = 2,8$ $мМ^{-1}$ $см^{-1}$).

Опыты проводились в трехкратной биологической повторности, каждый из них

воспроизводился независимо три раза. Статистическая обработка результатов осуществлялась с помощью лицензионного пакета программ IBM SPSS Statistics. Оценка достоверности различий средних арифметических проводилась на основании коэффициента Стьюдента. Различия между группами считались достоверными при двустороннем уровне значимости $p \leq 0,05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно полученным в ходе исследований результатам, активность аскорбатпероксидазы в контрольных и опытных образцах исследуемых сортов пшеницы различалась, численные значения представлены ниже.

Анализ данных, представленных в табл. 1 и 2, показал, что в проростках пшеницы двух твердых сортов Гырмызы бугда и Гарагылчыг-2 активность аскорбатпероксидазы в первой и во второй серии образцов увеличилась на 17%, 30% и 69%, 100% соответственно по сравнению с контролем. НЧ оксидов трехвалентного железа практически не оказали влияния на активность фермента в проростках сорта Гарабаг, однако способствовали повышению активности АПО в проростках сорта Ягут на 11% по сравнению с контролем в первой серии образцов, а во второй серии, наоборот, активность аскорбатпероксидазы уменьшилась на 19% по сравнению с контролем.

Таблица 1. Активность аскорбатпероксидазы в контрольных и опытных образцах твердых сортов пшеницы (нмоль $г^{-1}$ $мин^{-1}$).

Сорта	Контрольная серия	Опытные серии	
		1-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 50 мг на кг)	2-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 100 мг на кг)
Гырмызы бугда	23,1710±2,41*	27,0643±2,27*	30,1567±2,59*
Гарабаг	26,4827±1,02*	28,1761±1,34*	28,5313±1,53*
Ягут	48,4980±2,49*	53,6482±2,36*	39,1540±2,75*
Гарагылчыг-2	34,7020±0,54*	58,5360±0,97*	69,3130±1,04*

Примечание. * – различия между контрольной и опытными сериями достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Таблица 2. Активность аскорбатпероксидазы в контрольных и опытных образцах мягких сортов пшеницы (нмоль $г^{-1}$ $мин^{-1}$).

Сорта	Контрольная серия	Опытная серия	
		1-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 50 мг на кг)	2-я серия (обработка почвы Fe_2O_3 в концентрации 100 мг на кг)
Мирбашир-128	27,4900±2,93*	34,2097±2,54*	25,1800±1,59*
Гобустан	26,9040±2,16*	30,8574±1,86*	36,9153±1,62*
Дагдаш	22,4867±0,80*	69,4367±1,23*	76,2353±1,47*
Шеки-1	26,0020±0,59*	28,4561±0,93*	23,3130±1,04*

Примечание. * – различия между контрольной и опытными сериями достоверны при уровне значимости $p \leq 0,05$.

Что касается мягких сортов пшеницы, наибольшая активность фермента наблюдалась в обработанных проростках сорта Дагдаш, наименьшая – в контрольных образцах того же сорта. Обработка почвы НЧ трехвалентного железа привела к усилению активности аскорбатпероксидазы в образцах сорта Гобустан как первой, так и второй серии, что составило 15% и 37% соответственно по сравнению с контролем. Для первой серии образцов сортов Шеки-1 и Мирбашир-128 было характерно повышение активности фермента, тогда как во второй серии образцов под действием НЧ оксидов трехвалентного железа произошло снижение активности аскорбатпероксидазы на 10% и 8% соответственно по сравнению с контролем.

Таким образом, анализ полученных данных показал, что в первой серии образцов образовалось меньше АФК, следовательно, они характеризовались более низкой интенсивностью свободнорадикальных окислительных процессов, чем вторая серия образцов, за исключением трех сортов – Мирбашир-128, Шеки-1 и Ягут. В результате проведенных исследований выявлено как положительное, так и отрицательное воздействие оксидов НЧ трехвалентного железа на активность аскорбатпероксидазы в двухнедельных проростках пшеницы твердых и мягких сортов, что имеет важное значение для многих отраслей сельского хозяйства.

Поскольку в литературе отсутствуют сведения о влиянии наночастиц железа и его оксидов на активность

аскорбатпероксидазы в проростках пшеницы, был проведен сравнительный анализ полученных результатов с литературными данными об особенностях влияния хлоридного засоления на ряд изученных в рамках настоящего исследования сортов пшеницы. Согласно литературным данным, засоление почвы имеет однонаправленное действие: снижается рост, уменьшается содержание зеленых пигментов, что в конечном счете сказывается на урожайности растений (Ханышева и др., 2016). Среди изученных сортов пшеницы были выявлены устойчивые к засолению сорта (Гырмызы бугда, Гарагылчыг-2, Гобустан и Дагдаш). Таким образом, сорта, устойчивые к воздействию различных концентраций НЧ оксидов железа, оказались также устойчивыми к засолению. Представленные данные могут быть использованы как исходный материал для получения более устойчивых форм пшеницы.

Как известно, НЧ отличаются необычными физико-химическими свойствами и особенностями воздействия на живые организмы (Юрин, Молчан, 2015). Результаты последних исследований по использованию нанотехнологий при выращивании сельскохозяйственных культур свидетельствуют об активном влиянии НЧ на процесс прорастания семян. Естественный процесс прорастания занимает большое количество времени, а при обработке семян НЧ отмечаются высокие показатели всхожести, что делает использование нанотехнологий эффективным методом повышения всхожести семян (Ma et al., 2018).

В литературе имеются данные о влиянии НЧ железа и его оксидов на физиолого-биохимические процессы, протекающие в растениях (Ahmad et al., 2008). Установлено, что в условиях *in vivo* •OH образуется главным образом в результате катализируемой железом реакции Хабера-Вейса, которая представляет собой совокупность двух элементарных процессов: реакции Фентона и восстановления трехвалентного железа O^{2-}• (Halliwell, Gutteridge, 1986).

$$H_2O_2 + Fe^{2+} \rightarrow \bullet OH + -OH + Fe^{3+}$$

$$Fe^{3+} + O^{2-}\bullet \rightarrow Fe^{2+} + O_2$$

Таким образом, выявленное в ходе настоящего исследования повышение активности аскорбатпероксидазы является защитной реакцией растений, направленной на восстановление гидроксильных радикалов.

В работе (Соколовская-Сергиенко, 2013) установлено положительное влияние нанопрепаратов микроэлементов на содержание хлорофилла, активность антиоксидантных ферментов хлоропластов и урожайность пшеницы.

По мнению некоторых авторов, НЧ серебра в низких концентрациях способствуют улучшению способности семян к прорастанию, повышению энергии их прорастания, а также оказывают положительное влияние на рост и развитие растений, интенсивность дыхания и активность ферментных систем (Федоренко и др., 2011). В исследовании (Егоров и др., 2008) выявлено, что нанопорошки железа способствовали повышению качества зерна и урожайности зерновых культур.

Как видно, результаты исследований по изучению НЧ довольно противоречивы, следовательно, дальнейшие исследования в данном направлении весьма целесообразны. По-видимому, подавляющее влияние оксидов НЧ трехвалентного железа на активность аскорбатпероксидазы во второй серии образцов сортов Ягут, Мирбашир-128 и Шеки-1 связано с их высокой концентрацией. Различия в активности фермента между исследуемыми образцами мягких и твердых сортов пшеницы могут быть связаны с их разной устойчивостью к высоким концентрациям оксидов НЧ трехвалентного железа.

Таким образом, в результате проведенных экспериментов выявлено, что воздействие НЧ оксида трехвалентного железа на активность аскорбатпероксидазы в проростках пшеницы зависит от сортовых характеристик. В связи с этим дальнейшее изучение механизмов воздействия НЧ оксидов металлов на скорость окисления аскорбиновой кислоты в образцах различных сортов пшеницы является весьма актуальным.

ВЫВОДЫ

Результаты проведенного исследования свидетельствуют, что в проростках пшеницы изученных твердых и мягких сортов первой серии под влиянием НЧ оксида трехвалентного железа произошло повышение активности аскорбатпероксидазы, тогда как в образцах твердых сортов второй серии наблюдалось либо незначительное повышение (Гырмызы бугда), либо снижение активности фермента (Ягут), в образцах сорта Гарабаг изменений практически не выявлено, тогда как в образцах сорта Гарагылчыг-2 активность фермента под действием НЧ железа увеличилась в два раза по сравнению с контролем. Среди образцов мягких сортов пшеницы второй серии отмечено резкое повышение активности аскорбатпероксидазы в проростках сорта Дагдаш, тогда как в проростках сортов Шеки-1 и Мирбашир-128 произошло снижение активности фермента под действием НЧ оксида трехвалентного железа. В проростках сорта Гобустан также наблюдалось повышение активности АПО.

Таким образом, полученные результаты позволяют выделить сорта Гарагылчыг-2, Гырмызы бугда, Дагдаш и Гобустан как устойчивые к действию НЧ оксидов трехвалентного железа, что имеет важное значение для селекционной работы с точки зрения создания устойчивых сортов.

Список литературы

Егоров Н. И., Шафронов О. Д., Егоров Д. Н., Сулейманов Е. В. Разработка и проведение экспериментальной оценки эффективности применения в растениеводстве новых видов удобрений, полученных с использованием нанотехнологий // Вестник Нижегородского университета. 2008. № 6. С. 94–99.

Колупаев Ю. Е., Карпец Ю. В., Обозный А. И. Антиоксидантная система растений: участие в клеточной сигнализации и адаптации к действию стрессоров // Вестник Харьковского национального аграрного университета. 2011. Вып. 1. № 22. С. 6–34.

Креславский В. Д., Лось Д. А., Аллахвердиев С. И., Кузнецов В. В. Сигнальная роль активных форм кислорода при стрессе у растений // Физиология растений. 2012. Т. 59(2). С. 163–178.

Куцкир М. В. Определение экологической безопасности наноматериалов на основе морфофизиологических и биохимических показателей сельскохозяйственных культур: автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук. Рязань, 2014. 24 с.

Прадедова Е. В., Нимаева О. Д., Саляев Р. К. Редокс-процессы в биологических системах // Физиология растений. 2017. Т. 64. № 6. С. 433-445. DOI: 10.7868/S0015330317050104

Соколовская-Сергиенко О.Г. Влияние обработки нанопрепаратами микроэлементов на содержание хлорофилла, активность антиоксидантных ферментов хлоропластов и урожайность озимой пшеницы // Труды БГУ. 2013. Т. 8. Ч. 2. С. 115–120.

Федоренко В. Ф., Ерохин М. Н., Балабанов В. И., Буклагин Д. С., Голубев И. Г., Ищенко С. А. Нанотехнологии и наноматериалы в агропромышленном комплексе. М., 2011. 312 с.

Ханышева М. А., Гасымова Ф. И., Азизов И. В. Действие хлоридного засоления на морфофизиологические признаки генотипов твердой и мягкой пшеницы // Фактори експериментальної еволюції організмів. 2016. Т. 18. С. 162–164.

Юрин В. М., Молчан О. В. Наноматериалы и растения: взгляд на проблему // Труды БГУ. 2015. Т. 10. Ч. 1. С. 9–21.

Ahmad P, Sarwat M, Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants // Journal of Plant Biology, 2008, v. 51(3), pp. 167–173. DOI: 10.1007/BF03030694.

Anjum N. A. et al. Nanoscale copper in the soil – plant system – toxicity and underlying potential mechanisms. // Environmental Research, 2015, v. 138, pp. 306–325.

Bhagat Y., Gangadhara K., Rabinal C., Chaudhari G., Ugale P. Nanotechnology in agriculture: a review. // Journal of Pure and Applied Microbiology, 2015, v. 9, pp. 737–747.

Buzea C., Pacheco I., Robbie K. Nanomaterials and nanoparticles: sources and toxicity. // Biointerphases, 2007, v. 2, no. 4, pp. MR17–MR71.

Chichiricco G., Poma A. Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants. // Nanomaterials, 2015, v. 5, pp. 851–879.

Halliwell B., Gutteridge J. M. Oxygen free radicals and iron in relation to biology and medicine: some problems and concepts // Archievs of Biocemistry and Biophysics, 1986, v. 246, pp. 501–514. DOI: 10.1016/0003-9861(86)90305-x.

Ma C., White J.C., Zhao J. Uptake of Engineered Nanoparticles by Food Crops: Characterization, Mechanisms, and Implications // Annual Review of Food Science and Technology, 2018, v. 9, pp. 129. DOI: 10.1146/annurev-food-030117-012657.

Mirshra V. et al. Emerging technologies and management of crop stress tolerance // Biological techniques, 2014, v. 1, pp. 159–180.

Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // Plant Cell Physiology, 1981, v. 22, pp. 867–880.

Sharma P. et al Silver Nanoparticle-Mediated Enhancement in Growth and Antioxidant Status of Brassica juncea // Applied Biochemistry and Biotechnology, 2012, v. 167, pp. 2225–2233.

Siddiqui M.H., Al-Whaibi M. H., Mohammad F. et al. Chemistry, biochemistry of nanoparticles, and their role in antioxidant defense system in plants // Nanotechnology and plant sciences: nanoparticles and their impact on plants, 2015, no. 1, pp. 1–17.

References

Egorov N. I., Shafronov O. D., Egorov D. N., Suleymanov E. V. Razrabotka i provedeniye eksperimental'noy otsenki effektivnosti primeneniya v rasteniyevodstve novykh vidov udobreniy, poluchennykh s ispol'zovaniyem nanotekhnologiy [Development and implementation of experimental assessment of the effectiveness of new types of fertilizers obtained using nanotechnology in crop production] // *Vestnik Nizhegorodskogo universiteta*, 2008, no. 6, pp. 94–99.

Kolupaev Ju. E., Karpets Ju. V., Oboznyy A. I. Antioksidantnaya sistema rasteniy: uchastiye v kletochnoy signalizatsii i adaptatsii k deystviyu stressorov [Antioxidant system of plants: participation in cell signaling and adaptation to the action of stressors] // *Vestnik Har'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta*, 2011, vol. 1, no. 22, pp. 6–34.

Kreslavskiy V.D., Los' D.A., Allakhverdiev S.I., Kuznetsov V.V. Signal'naya rol' aktivnykh form kisloroda pri stresse u rasteniy [The signaling role of reactive oxygen species in plants under stress] // *Fiziologiya rasteniy*, 2012, no. 59(2), pp. 163–178.

Kutskir M. V. *Opredeleniye ekologicheskoy bezopasnosti nanomaterialov na osnove morfofiziologicheskikh i biokhimicheskikh pokazateley sel'skokhozyaystvennykh kul'tur:* avtoref. diss. ... kand. s.-kh. nauk [Determination of ecological safety of nanomaterials based on morphophysiological and biochemical parameters of crops. Abstract diss. cand. agricul. Scie.]. Ryazan, 2014, 24 p.

Pradedova E. V., Nimaeva O.D., Salyaev R.K. Redoks-protsessy v biologicheskikh sistemakh [Redox processes in biological systems] // *Fiziologiya rasteniy*, 2017, vol. 64, no. 6, pp. 433–445. DOI: 10.7868/S0015330317050104

Sokolovskaya-Sergienko O. G. Vliyaniye obrabotki nanopreparatami mikroelementov na soderzhaniye khlorofilla, aktivnost' antioksidantnykh fermentov khloroplastov i urozhaynost' ozimoy pshenitsy [Influence of treatment with nanopreparations of trace elements on chlorophyll content, activity of antioxidant enzymes of chloroplasts and yield of winter wheat] // *Trudy BGU*, 2013, no. 8., part 2, pp. 115–120.

Fedorenko V. F., Erokhin M. N., Balabanov V. I., Buklagin D. S., Golubev I. G., Ishchenko S. A. *Nanotekhnologii i nanomaterialy v agropromyshlennom komplekse* [Nanotechnologies and nanomaterials in the agro-industrial complex]. Moscow, 2011, 312 p.

Khanysheva M. A., Gasymova F. I., Azizov I. V. Deystviye khloridnogo zasoleniya na morfofiziologicheskiye priznaki genotipov tverdoy i mjagkoy pshenitsy [The effect of chloride salinization on morphophysiological signs of genotypes of durum and soft wheat] // *Faktori eksperimental'noy evolyutsiï organizmiv*, 2016, vol. 18, pp. 162–164.

Jurin V. M., Molchan O.V. Nanomaterialy i rasteniya: vzglyad na problemu [Nanomaterials and plants: a view at the problem] // *Trudy BGU*, 2015, vol. 10, part 1, pp. 9–21.

Ahmad P, Sarwat M, Sharma S. Reactive oxygen species, antioxidants and signaling in plants // Journal of Plant Biology, 2008, v. 51(3), pp. 167–173. DOI: 10.1007/BF03030694.

Anjum N. A. et al. Nanoscale copper in the soil – plant system – toxicity and underlying potential mechanisms. // Environmental Research, 2015, v. 138, pp. 306–325.

Bhagat Y., Gangadhara K., Rabinal C., Chaudhari G., Ugale P. Nanotechnology in agriculture: a review. // Journal of Pure and Applied Microbiology, 2015, v. 9, pp. 737–747.

Buzea C., Pacheco I., Robbie K. Nanomaterials and nanoparticles: sources and toxicity. // Biointerphases, 2007, v. 2, no. 4, pp. MR17–MR71.

Chichiricco G., Poma A. Penetration and toxicity of nanomaterials in higher plants. // Nanomaterials, 2015, v. 5, pp. 851–879.

Halliwell B., Gutteridge J. M. Oxygen free radicals and iron in relation to biology and medicine: some problems and concepts // Archievs of Biocemistry and Biophysics, 1986, v. 246, pp. 501–514. DOI: 10.1016/0003-9861(86)90305-x.

Ma C., White J.C., Zhao J. Uptake of Engineered Nanoparticles by Food Crops: Characterization, Mechanisms, and Implications // Annual Review of Food Science and Technology, 2018, v. 9, pp. 129. DOI: 10.1146/annurev-food-030117-012657.

Mirshra V. et al. Emerging technologies and management of crop stress tolerance // Biological techniques, 2014, v. 1, pp. 159–180.

Nakano Y., Asada K. Hydrogen Peroxide is Scavenged by Ascorbate-specific Peroxidase in Spinach Chloroplasts // Plant Cell Physiology, 1981, v. 22, pp. 867–880.

Sharma P. et al Silver Nanoparticle-Mediated Enhancement in Growth and Antioxidant Status of Brassica juncea // Applied Biochemistry and Biotechnology, 2012, v. 167, pp. 2225–2233.

Siddiqui M.H., Al-Whaibi M. H., Mohammad F. et al. Chemistry, biochemistry of nanoparticles, and their role in antioxidant defense system in plants // Nanotechnology and plant sciences: nanoparticles and their impact on plants, 2015, no. 1, pp. 1–17.